Caldasia 23(2): 389-400

DUGANDIODENDRON, MATUDAEA, METTENIUSA, OREOMUNNEA, TRIGONOBALANUS, Y LA SISTEMÁTICA DE LAS ANGIOSPERMAS

Favio González
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. fgonzg@ciencias.unal.edu.co

María Angélica Bello
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. mangelicab@eudoramail.com

RESUMEN

Se presenta una síntesis del estado actual de la sistemática de algunos grupos estudiados por Gustavo Lozano-Contreras, enfatizando los aspectos que aún permanecen en discusión. Se resalta la importancia de los hallazgos de *Matudaea, Oreomunnea* y *Trigonobalanus* en Suramérica, se presentan las discrepancias en el reconocimiento del *status* genérico de *Dugandiodendron* y *Trigonobalanus*, y se menciona la necesidad de estudios adicionales en *Metteniusa*, a fin de aportar nuevos datos para sus relaciones sistemáticas en los esquemas de clasificación actuales.

Palabras clave. Magnoliaceae, *Dugandiodendron,* Hamamelidaceae, *Matudaea, Metteniusa,* Juglandaceae, *Oreomunnea,* Fagaceae, *Trigonobalanus.*

ABSTRACT

Lozano-Contreras´s contributions dealing with some Neotropical taxa are here summarized. A review of the current *status* of the systematics of these taxa shows that some critical aspects remain controversial. The significance of the findings of *Matudaea, Oreomunnea* and *Trigonobalanus* in South America is emphasized. In addition, the discussion of the generic *status* of *Dugandiodendron* and *Trigonobalanus* is here outlined. Finally, we make a call for additional studies on *Metteniusa,* in order to provide new data to explore the systematic relationships of this enigmatic genus.

Key words. Magnoliaceae, *Dugandiodendron,* Hamamelidaceae, *Matudaea, Metteniusa,* Juglandaceae, *Oreomunnea,* Fagaceae, *Trigonobalanus.*

INTRODUCCIÓN

Las contribuciones de Gustavo Lozano-Contreras a la botánica en Colombia fueron numerosas no solamente en cuanto a publicaciones originales y colecciones importantes, sino también en cuanto a la formación de nuevos botánicos en nuestro país. Dentro de sus contribuciones, sobresalen aquellas relacionadas con las familias Magnoliaceae, Hamamelidaceae, Metteniusaceae, Fagaceae y Juglandaceae en el Neotrópico y en especial en Colombia. Sus estudios originales no solamente se reflejan en las numerosas descripciones de taxones nuevos a distintos niveles jerárquicos, desde el rango de subfamilia hasta el de especie, sino en su capacidad de estudiar en detalle grupos tan diversos que van desde angiospermas basales, hasta eudicotiledóneas. Curiosamente, dos de sus grupos de estudio, las Magnoliaceae y las Juglandaceae, representan los arquetipos en las hipótesis acerca del origen y evolución florales, la euantial y la pseudoantial, respectivamente. El presente trabajo, en memoria de G. Lozano-C., resume el estado actual en la sistemática de algunos de los taxones estudiados por él y las controversias vigentes, muchas de las cuales se originaron a partir de sus publicaciones.

Magnoliaceae A. L. de Jussieau

Las Magnoliaceae constituyen un grupo bien definido de cerca de 230 especies arbóreas y arbustivas, distribuídas en regiones tropicales, subtropicales y templadas tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo, pero especialmente en el hemisferio norte. Se distinguen por poseer hojas alternas, simples, estípulas grandes que encierran el meristema apical, flores con el eje elongado, tépalos libres y usualmente numerosos y estambres y carpelos (apocárpicos) usualmente numerosos y dispuestos en espiral. El número de carpelos varía en la familia de uno en unas pocas especies de *Magnolia* (p. ej. *M. carsonii* Dandy ex H.P. Nooteboom) y *Michelia* (p. ej. *M. montana* Blume) a 222 en la especie colombiana *Talauma hernandezii* Lozano-Contreras (Igersheim & Endress, 1997). Las Magnoliaceae han sido consideradas el prototipo de angiosperma primitiva por aquellos seguidores de la teoría estrobilar del origen de la flor (cf. Arber & Parkin, 1907) y de las tendencias indicadas en los *Dictae* de Bessey (1915; véase también Takhtajan, 1969, 1980; Cronquist, 1988; entre otros).

La familia ha sido el núcleo de las angiospermas basales a partir de Arber & Parkin (1907) y Bessey (1915) hasta los conceptos tradicionales de la subclase Magnoliidae de Cronquist (1981), Takhtajan (1980, 1997) o de los superórdenes Magnoliiflorae de Dahlgren (1983) o Annoniflorae de Thorne (1983). Por ejemplo, Takhtajan (1997) coloca a esta familia en el orden Magnoliales junto con las Degeneriaceae, endémicas de la isla Fiji, e Himantandraceae, nativas del NE de Australia y de las islas de Nueva Guinea, Molucas, Célebes y Nueva Bretaña. Al cuestionar explícitamente la monofilia de la subclase Magnoliidae, Loconte & Stevenson (1991) obtienen un clado formado por las Magnoliaceae, Himantandraceae, Degeneriaceae y Eupomatiaceae. El sistema de clasificación presentado por el APG (1998, véase también Bremer *et al.* 1999, Judd *et al.* 1999, Doyle & Endress 2000, Qui *et al.* 1999, 2000, Savolainen *et al.* 2000 b, Soltis *et al.* 2000) reafirman en gran parte las afinidades de las Magnoliaceae con las Himantandraceae, Degeneriaceae y Eupomatiaceae, aunque incluyen en dicho clado a las Annonaceae (Savolainen *et al.* 2000 b, Soltis *et al.* 2000).

Takhtajan (1980, 1997) y Nooteboom (1993), entre otros, dividen las Magnoliaceae en dos subfamilias, las Magnolioideae y las Liriodendroideae. El número de géneros varía según los autores; p. ej. Judd *et al.* (1999) reconocen dos, Nooteboom (1993) y Mabberley (1997) reconocen 7, Dandy (1971) reconoce 12, y Lozano-Contreras (1994) reconoce 13. Parte de esta discrepancia radica en el reconocimiento de *Talauma* como un género aparte (p. ej. en Takhtajan 1969, 1997, Heywood 1993) en tanto que otros autores (p. ej. Mabberley 1997, Kim *et al.* 2001) lo incluyen como parte de *Magnolia*. Por otra parte, Lozano-Contreras (1975) describe un nuevo género, *Dugandiodendron*, y posteriormente (1983, 1994) reafirma el reconocimiento genérico de *Talauma*. Sin embargo, la validez de estas entidades como géneros monofiléticos y distintos de *Magnolia* permanece en discusión. *Dugandiodendron* no ha sido reconocido como género aparte por otros autores (p. ej. Heywood 1993, Mabberley 1997, Takhtajan 1997). Nooteboom (1993) reduce a la sinonimia de *Magnolia* los géneros *Dugandiodendron* y *Talauma*. Más recientemente, Qiu *et al.* (1995) y Kim *et al.* (2001), con base en análisis filogenéticos usando datos moleculares, concluyen que *Magnolia* (en su circunscripción tradicional) no es un género monofilético, y que *Talauma* forma parte de *Magnolia sensu lato.* Desafortunadamente, el muestreo en dichos estudios no incluyó especies de *Dugandiodendron*, por lo cual la monofilia de este género está aún sin probar.

Lozano-Contreras contribuyó al conocimiento de las Magnoliaceae americanas en una serie de artículos (1972 a, b, 1975, 1977, 1978, 1984, 1990 a, b; Schnetter & Lozano-Contreras 1985), y en dos extensas monografías, una para la Flora de Colombia (1983) y otra que presenta la revisión de los géneros *Dugandiodendron* (con 14 especies) y *Talauma* (con 31 especies) en el Neotrópico (1994). En su primera monografía es de resaltar la presentación de un "cladograma" a nivel de especie de las 8 especies de *Dugandiodendron* y las 18 de *Talauma* hasta entonces conocidas en la flora nativa de Colombia. Sin duda, este fue el primer análisis riguroso publicado en Colombia, conducente a examinar la filogenia de un grupo de plantas nativas.

Hamamelidaceae R. Brown.

Las Hamamelidaceae han sido el núcleo de la subclase Hamamelididae (=Hamamelidae) en los sistemas de clasificación vigentes durante la segunda mitad del siglo XX tales como los de Cronquist (1981) y Takhtajan (1980, 1997). Thorne (1983) incluyó a esta familia dentro del orden Hamamelidales, superorden Hamamelidiflorae. Es de anotar que en este superorden, Thorne (1983) incluyó también al orden Fagales, con las familias Fagaceae y Betulaceae. Por su parte, Dahlgren (1983) incluyó las Hamamelidaceae en el superorden Rosiflorae, el cual a su vez incluye a muchas otras familias tradicionalmente consideradas parte de las Hamamelididae. En su último sistema de clasificación, Takhtajan (1997) coloca a esta familia junto con las Altingiaceae y Platanaceae en el orden Hamamelidales, y reconoce cuatro subfamilias, las Disanthoideae, las Exbucklandoideae, las Hamamelidoideae y las Rhodoleioideae.

La monofilia de la subclase Hamamelidae en su sentido tradicional ha sido cuestionada p. ej. por Ehrendorfer (1989), Thorne (1989), Donoghue & Doyle (1989), Hufford & Crane (1989) y Wolfe (1989). Alternativamente, los análisis filogenéticos más recientes, basados principalmente en datos moleculares, colocan a las Hamamelidaceae como parte del orden monofilético Saxifragales, dentro de las llamadas Rosídeas IV (Chase *et al.* 1993). Este orden incluye familias tales como las Crassulaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae s. str. (i. e. excluídas las Gunneraceae) y Saxifragaceae, entre otras (Soltis *et al.* 2000). El orden Saxifragales es, a su vez, el grupo hermano del clado formado por las Vitaceae más las llamadas Eurosídeas (Soltis *et al.* 2000, véanse también APG 1998, Bremer *et al.* 1999, Judd *et al.* 1999, Savolainen *et al.* 2000 a, b).

Las Hamamelidaceae constan de 26-31 géneros (varios de ellos monotípicos) y ca. 100 especies de árboles y arbustos con hojas por lo general alternas, simples o palmeadas, con estípulas, flores bi- o unisexuales con 4-5 sépalos unidos, pétalos ausentes o en número de 4-5 pétalos, 2-14 estambres y ovario 2-locular. La familia está ampliamente distribuida tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo, aunque es muy abundante en regiones subtropicales y templadas en especial del oriente de Asia.

Dentro de las Hamamelidaceae, Takhtajan (1997) reconoce actualmente cuatro subfamilias, las Disanthoideae, las Exbucklandioideae, las Hamamelidoideae y las Rhodoleioideae. Endress (1993), aunque reconoce el mismo número, fusiona las dos primeras en una sola, y erige una subfamilia adicional, las Altingioideae (reconocida por Takhtajan como familia aparte).

Matudaea es el único miembro conocido de la familia que se encuentra en Suramérica. Se distingue por sus flores bisexuales, apétalas, hipóginas, cuyas anteras poseen una protrusión larga e indumento lepidoto-estrellado. Las flores de este género han sido consideradas como pseudoantos por Bogle (1970), opinión no compartida por Endress (1978), quien aporta evidencia a favor del carácter euantial de estas flores. La presencia de *Matudaea* fue documentada por primera vez en Suramérica por Lozano-Contreras (1996). Trabajos previos lo habían descrito como restringido a Centro América (Endress 1989 a, b, c, 1993; Li *et al.* 1999).

El género *Matudaea* forma parte de la subfamilia Hamamelidoideae, considerada monofilética por varios autores (Hufford & Crane, 1989; Li *et al.* 1999, Takhtajan, 1997, entre otros); sin embargo, las relaciones filogenéticas de este género dentro de la subfamilia ha sido discutida por varios autores. Por ejemplo, en un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos, Endress (1989 b) lo incluye en la tribu Fothergilleae, como grupo hermano de *Distylium*, un género disyunto de Asia y Centro América. Por otra parte, datos moleculares sugieren que *Matudaea* es el único miembro neotropical del clado formado por los géneros asiáticos *Corylopsis*, *Loropetalum, Maingaya* y *Tetrathyrium* (Li *et al.* 1999).

Metteniusaceae H. Karsten ex Schnizlein.

La familia monogenérica Metteniusaceae consta de seis especies restringidas a Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú (Lozano-Contreras & de Lozano 1988). La posición taxonómica de la familia ha estado en discusión desde la descripción original del género *Metteniusa* por parte de Karsten (1859), quien lo segregó en una familia nueva, cercana a las Boraginaceae y las Convolvulaceae. Otros autores han propuesto una relación estrecha con las Icacinaceae (p. ej. Engler 1893), con las Olacaceae (p. ej. Pittier 1925, Sleumer 1934), con las Opiliaceae (Sleumer 1936) o con las Alangiaceae (Shaw, en Willis 1966). Mabberley (1997) incluye el género *Metteniusa* en las Icacinaceae. Lozano-Contreras & de Lozano (1988) realizaron una exhaustiva comparación de caracteres morfológicos, anatómicos y palinológicos, y confirmaron el *status* de familia aparte, cercana a las Icacinaceae; dicho estudio sirvió de base para que Takhtajan (1997) erigiera el orden Metteniusales, afín a los órdenes Icacinales y Cardiopteridales.

Debido a la carencia de material apropiado para secuenciación de ADN, la familia Metteniusaceae es una de las pocas cuya relación sistemática no ha sido explorada en los análisis basados en datos moleculares (véase p. ej. APG 1998, Bremer *et al.* 1999, Savo-lainen *et al.* 2000 a). Se espera que dichos datos aporten evidencia adicional a este respecto.

Juglandaceae A. Rich. ex Kunth.

La familia Juglandaceae está formada por 7-8 géneros y ca. 60 especies, distribuidas principalmente en regiones tropicales y subtropicales del hemisferio Norte, con algunas especies en Suramérica y las islas del Pacífico suroccidental. Se conocen diversos elementos fósiles que datan del Terciaro temprano de Norteamérica (Manchester 1989, Whitehead 1965) y Europa (Collinson & Hooker 1987), muy similares a los géneros actuales *Oreomunnea* o *Engelhardia.* Los hallazgos fósiles asignables a *Oreomunnea-Engelhardia* confirman que estas plantas fueron un elemento neotropical importante durante el Eoceno medio al Plioceno (Leopold & MacGinitie 1972, Graham 1982, 1991). *Oreomunnea* es uno de los géneros actuales de las Juglandaceae y junto con *Alfaroa, Carya* y *Juglans*, son los únicos miembros de la familia que se encuentran en América. Las Juglandaceae han sido tradicionalmente asociadas con las Rhoipteleaceae en el orden Juglandales como parte de la subclase Hamamelididae (Takhtajan 1980, Cronquist 1981, Stone 1993), del superorden Rosiflorae (Dahlgren 1983), o del superorden Rutiflorae, orden Rutales (Thorne 1983). Manning (1978), Takhtajan (1980) y Thorne (1983) reconocen dos subfamilias, las Juglandoideae y las Platycaryoideae, aunque Stone (1993) discute dicha clasificación. Más recientemente, Takhtajan (1997) reconoce una relación estrecha entre las Juglandaceae (única familia del orden Juglandales) y los órdenes monotípicos Myricales y Rhoipteleales.

En los recientes análisis filogenéticos basados en datos moleculares, las Juglandaceae se encuentran en el orden Fagales delimitado en el APG (1998; véase también Bremer *et al.* 1999, Judd *et al.* 1999, Savolainen *et al.* 2000 a, b, Soltis *et al.* 2000), junto con las Fagaceae, Betulaceae, Myricaceae, Nothofagaceae, Casuarinaceae, Ticodendraceae y Rhoipteleaceae. El orden es definido por caracteres moleculares, así como por flores generalmente anemófilas, inconspicuas, unisexuales, en espigas amentiformes, perianto simple y fruto en drupa o nuez asociado con brácteas. El orden Fagales forma parte del clado Eurosídeas I. Sin embargo, existe controversia acerca de la relación con otros órdenes. El análisis basado en *rbcL* muestra a los órdenes Fagales y Rosales como grupos hermanos (Savolainen *et al.* 2000 a). Alternativamente, el análisis basado en los marcadores 18S rDNA, *rbcL* y *atpB*, muestra al orden como grupo hermano del orden Cucurbitales, el cual además de las Cucurbitaceae incluye familias tales como las Begoniaceae y las Coriariaceae (Soltis *et al.* 2000), entre otras. Estas dos hipótesis contrastantes muestran una vez más la necesidad de efectuar más estudios para entender mejor las relaciones entre los miembros de dichos órdenes (Savolainen *et al.* 2000 a, b, Soltis *et al.* 2000).

Varios autores (cf. Takhtajan 1997) reconocen tres subfamilias, las Platycarioideae, las Engelhardioideae (la cual incluye los géneros *Alfaroa*, *Engelhardia* y *Oreomunnea*) y las Juglandoideae (incluído *Juglans*). Aunque las afinidades intergenéricas dentro de las Engelhardioideae han sido objeto de mucha discusión (véase Stone 1972), parece ser que *Oreomunnea* es el género hermano de *Alfaroa*, y éstos a su vez, hermanos de *Engelhardia*, de acuerdo a los datos moleculares y morfológicos presentados por Smith & Doyle (1995), con lo cual se demuestra la monofilia de la tribu Engelhardieae sensu Manning (1978). Llama la atención la presencia de especies alopátricas de los géneros *Alfaroa* y *Oreomunnea* en México y Costa Rica, por una parte, y en Colombia, por otra, lo cual hace pensar que si estos dos géneros forman un grupo monofilético, entonces ocurre redundancia o paralogía geográfica (*sensu* Nelson & Ladiges 1996) en la especiación de cada uno de estos dos linajes.

Lozano-Contreras *et al.* (1994) documentaron por primera vez la presencia de *Oreomunnea* en Suramérica, y específicamente en las laderas occidentales de la Cordillera Occidental, en el departamento del Cauca, Colombia. Este hallazgo fue importante no solo porque amplió el areal de distribución del género – restringido previamente a dos especies simpátricas en Centro América (e.g. Stone 1993, Mabberley 1997)- sino porque además documentó la presencia de una tercera especie alopátrica, *O. munchiquensis* G. Lozano-Contreras & F. González. Esta especie es fácilmente reconocible por ser árboles de gran porte (hasta de 25 m de altura), con nudos jóvenes densamente lanosos, hojas opuestas, pecioladas, compuestas, paripinnadas, con 8-10 folíolos cada una, lepidotas por el envés, flores unisexuales y frutos formados por una nuez anemocora de ca. 1 cm diámetro, rodeada por una bráctea trilobada hasta de 10 cm largo, la cual forma el ala, y por dos bractéolas adicionales (Lozano-Contreras *et al.* 1994).

Fagaceae Dumortier

Las Fagaceae son una familia de árboles deciduos o siempreverdes, con hojas alternas (a veces verticiladas), simples, enteras o diversamente lobuladas, y estípulas usualmente deciduas, flores unisexuales, usualmente dispuestas en amentos, perianto bracteiforme, ovario ínfero y frutos en nueces rodeadas por una cúpula característica. En los sistemas de clasificación tradicionales han sido asociadas con las Betulaceae y las Balanopaceae en el orden Fagales como parte de la subclase Hamame-lididae (Takhtajan 1980, Cronquist 1981), o con las Betulaceae y Corylaceae en el superorden Rosiflorae (Dahlgren 1983). Sin embargo, Takhtajan (1997) reconoce una relación cercana del orden Fagales (formado por Fagaceae y Nothofagaceae) y el orden Corylales, formado por las familias Betulaceae, Corylaceae y Ticodendraceae. Los recientes análisis filogenéticos basados en datos moleculares, colocan a las Fagaceae y las Juglandaceae en el orden Fagales, cuyas relaciones sistemáticas se encuentran en controversia (véanse comentarios adicionales bajo el apartado de las Juglandaceae).

Las Fagaceae constan de 6-9 géneros y ca. 800-1000 especies, cuya distribución se aproxima a ser cosmopolita, excepto por su ausencia en el centro de Suramérica, parte de Australia y gran parte de África. El número variable de géneros y de especies refleja en cierta forma la dificultad en la clasificación intrafamiliar de este grupo.

La clasificación tradicional de las Fagaceae, reconocida por autores tales como Ørsted (1871), Schwarz (1936), Forman (1964), Takhtajan (1980), Heywood (1993) y Kubitzki (1993) consta de tres subfamilias, Fagoideae, Castaneoideae y Quercoideae (la única presente en Colombia con los géneros *Quercus* y *Trigonobalanus*; véase Forman 1964, cf. la discusión en el siguiente párrafo). Sin embargo, Lozano-Contreras *et al.* (1979) segregan el género *Trigonobalanus* en una subfamilia aparte, las Trigonobalanoideae, esquema seguido por Takhtajan (1997) en su último sistema de clasificación. Por su parte, Crepet & Nixon (1989 a) y Nixon (1989) reconocen únicamente dos subfamilias, las Castaneoideae y las Fagoideae.

Se conocen dos géneros de Fagaceae nativos en la flora de Colombia, *Quercus* y *Colombobalanus*. El género *Colombobalanus* es monotípico y su presencia en América, y específicamente en Colombia, fue documentada por primera vez por Lozano-Contreras *et al.* (1979), bajo el género *Trigonobalanus*. El género *Trigonobalanus* fue descrito por primera vez por Forman (1962), con base en dos especies de Tailandia, Laos, China, N de Sumatra y la península de Malaca, y las islas de Borneo y Célebes. Además, se han encontrado fósiles trigonobalanoides del Oligoceno y Paleoceno de Norte América, y del Eoceno de Europa (Nixon 1993). El hallazgo de lo que inicialmente se consideró *Trigonobalanus* en Colombia (Lozano-Contreras *et al.* 1979, Hernández *et al.* 1980) permitió cuestionar la monofilia de dicho género y ampliar el conocimiento de la sistemática de las Fagaceae. De hecho, Lozano-Contreras *et al.* (1979) discuten la relación de *Trigonobalanus* con las subfamilias Fagoideae y Quercoideae, y deciden erigir una subfamilia nueva, las Trigonobalanoideae. En una serie de estudios posteriores, Crepet & Nixon (1989 a, b), Nixon & Crepet (1989) y Nixon (1989, 1993) concluyen que las tres especies en mención no comparten ningún carácter que permita su inclusión en un género monofilético. Por tal razón, dichos autores segregan la especie colombiana en el género *Colombobalanus* y la especie de China y Tailandia en el género *Formanodendron*; dichos autores sugieren además que *Colombobalanus* es el grupo hermano del clado *Formanodendron-Quercus*, más que de *Trigonobalanus* (Crepet & Nixon, 1989 a, Nixon, 1989, 1993; Manos *et al.* 1999). Sin embargo, autores recientes (p. ej. Kubitzki 1993, Mabberley 1997) no reconocen a *Colombobalanus* y *Formanodendron* como géneros aparte de *Trigonobalanus*.

Desde el punto de vista biogeográfico, el hallazgo de *Trigonobalanus* en el Neotrópico generó una serie de artículos que discuten su distribución disyunta (Hernández *et al.* 1980, Melville 1982, van der Hammen & Cleef 1983). Hernández *et al.* (1980) y van der Hammen & Cleef (1983) explican la presencia de *Trigonobalanus* como el resultado de eventos de dispersión desde Asia hacia Norte América y de allí a Suramérica una vez formado el istmo de Panamá. Dicha explicación no tiene en cuenta, sin embargo, que las tres especies pueden corresponder a un linaje no monofilético. Por su parte, Melville (1982) critica esta explicación y propone otra basada en los eventos de vicarianza ocurridos en el occidente de Gondwana. Sugiere, además, que la diversificación de la familia ocurrió en la región Pacífica antes de la fragmentación de Gondwana en el Jurásico tardío. La hipótesis que rechaza la monofilia de este género (Crepet & Nixon 1989 a, Nixon 1989, 1993) pone a prueba ambas hipótesis biogeográficas ya que el clado ((*Colombobalanus* (*Formanodendron, Quercus*)) muestra a la especie colombiana como resultado de un evento de especiación más antiguo que el evento de especiación de los géneros asiáticos *Formanodendron* y el género ampliamente distribuído *Quercus*. Más aún, plantea la pregunta de porqué los géneros *Quercus* (con ca. 600 especies), por una parte, y *Trigonobalanus, Colombobalanus* y *Formanodendron* (todos monotípicos), por otra, han respondido de manera tan diferente en términos de diversidad de especies.

CONCLUSIÓN

Los aportes de G. Lozano-Contreras a la botánica tropical no se restringieron a la descripción de numerosas especies nuevas para la ciencia, sino que además contribuyeron de manera fundamental a la discusión de las relaciones sistemáticas de grupos cuya historia evolutiva y biogeográfica es muy controvertida. Aunque algunos de estos taxones no son comunes ni extremadamente diversificados en la Flora de Colombia, se demuestra aquí que el conocimiento de éstos es crucial para entender su diversificación. Por lo tanto, se cuestiona la opinión de dar prioridad al estudio de familias con elevado número de géneros y especies, y se reitera la necesidad de estudiar a la vez taxones poco conocidos y/o de afinidades sistemáticas inciertas, para continuar con uno de los proyectos más importantes en la vida y obra de Gustavo Lozano-Contreras, la Flora de Colombia.

LITERATURA CITADA

APG (Angiosperm Phylogeny Group). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 85: 531-553.

Arber, E.A.N. & J. Parkin. 1907. On the origin of angiosperms. Journal of the Linnaean Society, Botany 38: 29-80.

Bessey, C.E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 2: 109-164.

Bogle, A.L. 1970. Floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae: The apetalous genera of the Hamamelidoideae. Journal of the Arnold Arboretum 51: 310-366.

BREMER, K., B. BREMER & M. THULIN. 1999. *Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants*. Uppsala University. Suecia.

CHASE, M.W., D.E. SOLTIS, R.G. OLMSTEAD, D. MORGAN, D. LES, B.D. MISHLER, M.R. DUVALL, R.A. PRICE, H.G. HILLS, Y-L. QIU, K.A. KRON, J.H. RETTIG, E. CONTI, J.D. PALMER, J.R. MANHART, K.J. SYSTMA, H.J. MICHAELS, W.J. KRESS, K.G. KAROL, W.D. CLARK, M. HEDRÉN, B.S. GAUT, R.K. JANSEN, K-J. KIM, C.F. WIMPEE, J.F. SMITH, G.R. FURNIER, S.H. STARUSS, Q-Y. XIANG, G.M. PLUNKETT, P.S. SOLTIS, S.M. SWENSEN, S.E. WILLIAMS, P.A. GADEK, C.J. QUINN, L.E. EGUIARTE, E. GOLENBERG, G.H. LEARN JR., S.W. GRAHAM, S.C.H. BARRETT, S. DAYANANDAN & V.A. ALBERT. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 528-580.

COLLINSON, M.E. & J.J. HOOKER. 1987. Vegetational and mammalian fauna changes in the early Tertiary of southern England. Pp. 259-304. *In*: E.M. Friis, W.G. Chaloner & P.R. Crane (eds.), *The origin of angiosperms and their biological conse-quences*. Cambridge University Press, New York.

CREPET, W. & K. NIXON. 1989 a. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: Phylogenetic and biogeographic implications. American Journal of Botany 76: 842-855.

CREPET, W. & K. NIXON. 1989 b. Extinct transitional Fagaceae from the Oligocene and their phylogenetic implications. American Journal of Botany 76: 1493-1505.

CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.

CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. 2nd edition.The New York Botanical Garden, Bronx.

DAHLGREN, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nordic Journal of Botany 3: 119-149.

DANDY, J.E. 1971. The classification of the Magnoliaceae. Newsletter of the American Magnolia Society 8: 3-6.

DONOGHUE, M.J. & J.A. DOYLE. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. Pp. 17-45 *in* P. R. Crane and S. Blackmore [eds.], *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. Systematic Association Special Volume 1. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

DOYLE, J.A. & P.K. ENDRESS. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. International Journal of Plants Sciences 161 (Suppl. 6): S121-S153.

EHRENDORFER, F. 1989. The phylogenetic position of the Hamamelidae. Pp. 1-7 *in*: P. R. Crane & S. Blackmore (eds.), *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. Systematic Association Special Volume 1. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

ENDRESS, P.K. 1978. Blütenontogenese, Blütenabgrenzung und systematische Stellung der Perianthlosen Hamamelidoideae. Botanische Jahrbucher für Systematik 100: 249-317.

ENDRESS, P.K. 1989a. Aspects of evolutionary differentiation of the Hamamelidaceae and the lower Hamamelidae. Plant Systematics and Evolution 162: 193-211.

ENDRESS, P. K. 1989b. Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae. Pp. 227-248 *in* P.R. Crane and S. Blackmore [eds.], *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. Systematic Association Special Volume 1. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

ENDRESS, P.K. 1989 c. A suprageneric taxonomic classification of the Hamamelidaceae. Taxon 38: 371-376.

ENDRESS, P.K. 1993. Hamamelidaceae. *In:* K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, 2: 322-331. Springer-Verlag, Berlin.

ENGLER, A. 1893. *Metteniusa*, *in* Die Natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 1. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

FORMAN, L.L. 1962. New genus in Fagaceae. Taxon 11: 139-140.

FORMAN, L.L. 1964. *Trigonobalanus*, a new genus of Fagaceae, with notes on the classification of the family. Kew Bulletin 17: 381-396.

GRAHAM, A. 1982. Diversification beyond the Amazon Basin. Pp. 78-90 *in* G. T. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.

GRAHAM, A. 1991. Studies in neotropical paleobotany. X. The Pliocene communities of Panama – composition, numerical representations, and paleocommunity paleoenvironmental reconstructions. Annals of the Missouri Botanical Garden 59: 297-321.

HERNÁNDEZ-C., J.I., G. LOZANO-CONTRERAS & J.E. HENAO S. 1980. El género *Trigonobalanus* Forman en el neotrópico. II. Caldasia 13(61): 9-44.

HEYWOOD, V.H. 1993. *Flowering plants of the World*. Oxford University Press, New York.

HUFFORD, L. & P.R. CRANE. 1989. A preliminary phylogenetic analysis of the "Lower" Hamamelidaceae. Pp. 17-45 *in* P. R. Crane and S. Blackmore [eds.], *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. Systematic Association Special Volume 1. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

IGERSHEIM, A. & P.K. ENDRESS. 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Magnoliales and winteroids. Botanical Journal of the Linnaean Society 124: 213-271.

JUDD, W., C.S. CAMPBELL, E.A. KELLOGG & P.F. STEVENS. 1999. *Plant Systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.

KARSTEN, P. 1859. *Metteniusa* Karst. *Florae Columbiae*. 1: 79-80, t. 39. F. Duemmler, Berlín.

KIM, S., C-W. PARK, Y-D. KIM & Y. SUH. 2001. Phylogenetic relationships in family Magnoliaceae inferred from *NDHF* sequences. American Journal of Botany 88: 717-728.

KUBITZKI, K. 1993. Fagaceae. *In:* K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, 2: 301-309. Springer-Verlag, Berlín.

LEOPOLD, E.B. & H.D. MACGINITIE. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. In: A. Graham (ed.), *Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North-America*: 147-200.

LI, J., A.L. BOGLE & M.A. DONOGHUE. 1999. Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae inferred from sequences of TRN non-coding regions of chloroplast DNA. Harvard Papers in Botany 4: 343-356.

LOCONTE, H. & D.W. STEVENSON. 1991. Cladistics of the Magnoliidae. Cladistics 7: 267-296.

LOZANO-CONTRERAS, G. 1972 a. Una nueva especie colombiana del género *Talauma* (Magnoliaceae) Mutisia (36): 1-10.

LOZANO-CONTRERAS, G. 1972 b. Contribución al estudio de las Magnoliaceae de Colombia II. Mutisia (37): 11-16.

LOZANO-CONTRERAS, G. 1975. Contribución a las Magnoliaceae de Colombia III. Caldasia 11 (53): 27-50.

LOZANO-CONTRERAS, G. 1977. Contribución a las Magnoliaceae de Colombia IV. Caldasia 12 (56): 3-12.

LOZANO-CONTRERAS, G. 1978. Contribución a las Magnoliaceae de Colombia V. Caldasia 12 (58): 283-289.

LOZANO-CONTRERAS, G. 1983. Magnoliaceae. In: P. Pinto (ed.), *Flora de Colombia*, Vol. 1. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Lozano-Contreras, G. 1984. Consideraciones sobre el género *Dugandiodendron* (Magnoliaceae). Taxon 33: 691-696.

Lozano-Contreras, G. 1990 a. Magnoliaceae nativas del Brasil. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 17(66): 579-583.

Lozano-Contreras, G. 1990 b. Magnoliaceae nativas de Venezuela. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 17(67): 779-782.

Lozano-Contreras, G. 1994. Dugandiodendron *y* Talauma *(Magnoliaceae) en el Neotrópico*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 3, Santafé de Bogotá, D.C.

Lozano-Contreras, G. 1996. Hallazgo de la familia Hamamelidaceae en Suramérica y descripción de una nueva especie de *Matudaea* de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 20(78): 443-445.

Lozano-Contreras, G., F. González & N. Ruiz. 1994. Hallazgo de *Oreomunnea* (Juglandaceae) en Suramérica y descripción de una especie nueva de Colombia. Anales del Jardín Botánico de Madrid 52(1): 13-19.

Lozano-Contreras, G., J.I. Hernández-C. & J.E. Henao. 1979. El género *Trigonobalanus* Forman en el neotrópico. I. Caldasia 12(60): 517-538.

Lozano-Contreras, G. & N. B. de Lozano. 1988. Metteniusaceae. In: P. Pinto & G. Lozano-Contreras (eds.), *Flora de Colombia*, Vol. 11. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Mabberley, D.J. 1997. *The plant book*. 2a. edición. Cambridge University Press.

Manchester, S.R. 1989. Early history of the Juglandaceae. Plant Systematics and Evolution 162(1-4): 231-250.

Manning, W.E. 1978. The classification within the Juglandaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 65: 1058-1087.

Manos, P., J.J. Doyle & K.C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 12: 333-349.

Melville, R. 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. Botanical Journal of the Linnaean Society 85: 75-88.

Nelson, G. & P.Y. Ladiges. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. American Museum Novitates 3167: 1-58.

Nixon, K.C. 1989. Origins of Fagaceae. Pp. 23-43 *in*: P. R. Crane & S. Blackmore (eds.), *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. Systematic Association Special Volume 2. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

Nixon, K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. Annales des Sciences Forestières 50 (Suppl. 1): 25s-34s.

Nixon, K.C. & W.L. Crepet. 1989. *Trigonobalanus* (Fagaceae): Taxonomic status and phylogenetic relationships. American Journal of Botany 76: 828-841.

Nooteboom, H.P. 1993. Magnoliaceae. *In:* K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, 2: 391-401. Springer-Verlag, Berlin.

Ørsted, A.S. 1871. Bidrag til Kundskab om Egefamilien i Nudit og Fortid. Det kongelige danske videnskabers-selskabs Skrifter 5, 9: 351.

Pittier, H. 1925. *Árboles y arbustos de Venezuela*. Boletín Cient. Tecn. Mus. Comerc. Venez. 1: 45-47. Tipografía Americana, Caracas.

Qiu, Y.-L., M.W. Chase & C.R. Parks. 1995. A chloroplast DNA phylogenetic study of the eastern Asia-eastern North America disjunct section *Rhytidospermum* of *Magnolia* (Magnoliaceae). American Journal of Botany 82: 1582-1588.

QIU, Y-L., J. LEE, F. BERNASCONI-QUADRONI, D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, M. ZANIS, E.A. ZIMMER, Z. CHEN, V. SAVOLAINEN & M.W. CHASE. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature 402: 404-407.

QIU, Y-L., J. LEE, F. BERNASCONI-QUADRONI, D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, M. ZANIS, E.A. ZIMMER, Z. CHEN, V. SAVOLAINEN & M.W. CHASE. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes. International Journal of Plant Sciences 161 (Suppl.): S3-S27.

SAVOLAINEN, V., M.F. FAY, D.C. ALBACH, A. BACKLUND, M.VAN DER BANK, K.M CAMERON, S.A. JOHNSON, M.D. LLEDÓ, J.-C.PINTAUD, M. POWELL, M.C. SHEAHAN, D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, P. WESTON, W.M. WHITTEN, K.J. WURDACK & M.W. CHASE, 2000 a. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. Kew Bulletin 55: 257 – 309.

SAVOLAINEN, V., M.W. CHASE, S.B. HOOT, C.M. MORTON, D.E. SOLTIS, C. BAYER, M.F. FAY, A.Y. DE BRUIJN, S. SULLIVAN & Y-L. QIU. 2000 b. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. Systematic Biology 49: 306-362.

SCHNETTER, M.L. & G. LOZANO-CONTRERAS-C. 1985. Contribución al conocimiento de la estructura foliar de las especies de Magnoliaceae colombianas. Caldasia 14(67): 193-206.

SCHWARZ, O. 1936. Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen un der Gattung *Quercus* L. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 13: 1-22.

SLEUMER, H. 1934. Eine neue Art der Gattung *Aveledoa* Pittier. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 12: 148-150.

SLEUMER, H. 1936. Uber die Gattung *Metteniusa* Karsten (*Aveledoa* Pittier). Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 13: 359-361.

SMITH, J.F. & J.J. DOYLE. 1995. A cladistic analysis of chloroplast DNA restriction site variation and morphology for the genera of the Juglandaceae. American Journal of Botany 82: 1163-1172.

SOLTIS, D.E., P.S. SOLTIS, M.W. CHASE, M.E. MORT, D.C. ALBACH, M. ZANIS, V. SAVOLAINEN, W.H. HAHN, S.B. HOOT, M.F. FAY, M. AXTELL, S.M. SWENSEN, L.M. PRINCE, W.J. KRESS, K.C. NIXON & J.S. FARRIS. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atp*B sequences. Botanical Journal of the Linnean Society 133: 381-461.

STONE, D.E. 1972. New World Juglandaceae, III. A new perspective of the tropical members with winged fruits. Annals of the Missouri Botanical Garden 59: 297-321.

STONE, D.E. 1993. Juglandaceae. *In:* K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, 2: 348-359. Springer-Verlag, Berlin.

TAKHTAJAN, A.L. 1969. *Flowering plants. Origin and dispersal.* Smithsonian Institution Press, Washington.

TAKHTAJAN, A.L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Botanical Review 46: 225-359.

TAKHTAJAN, A.L. 1997. *Diversity and classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

THORNE, R.F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. Nordic Journal of Botany 3: 85-117.

THORNE, R.F. 1989. 'Hamamelididae': a commentary. Pp. 9-16 *in*: P. R. Crane & S. Blackmore (eds.), *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae.* Systematic Association Special Volume 1. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

VAN DER HAMMEN, T. & A.M. CLEEF. 1983. *Trigonobalanus* and the tropical amphi-pacific element in the north Andean forest. Journal of Biogeography 10: 437-440.

WHITEHEAD, D.E. 1965. Pollen morphology in the Juglandaceae. II. Survey of the family. Journal of the Arnold Arboretum 46: 369-410.

WILLIS, J.C. 1966. *A dictionary of flowering plants and ferns*. Ed. 7. Cambridge University Press.

WOLFE, J.A. 1989. Leaf-architectural analysis of the Hamamelididae. Pp. 75-104 *in*: P. R. Crane & S. Blackmore (eds.), *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae.* Systematic Association Special Volume 1. No. 40A. Oxford University Press, Oxford.

Recibido: 30/05/2001
Aceptado: 10/09/2001